植 物 分 类 学 报 36(2):134～144(1998)
Acta Phytotaxonomica Sinica

矮牡丹传粉生物学的初步研究*

[1]罗毅波 [2]裴颜龙 [1]潘开玉 [1]洪德元
[1](中国科学院植物研究所系统与进化植物学开放研究实验室 北京香山 100093)
[2](中国农业科学院作物研究所 北京 100081)

A STUDY ON POLLINATION BIOLOGY OF *PAEONIA SUFFRUTICOSA* SUBSP. *SPONTANEA* (PAEONIACEAE)

[1]LUO Yi-Bo [2]PEI Yan-Long [1]PAN Kai-Yu [1]HONG De-Yuan
[1](*Laboratory of Systematic and Evolutionary Botany, Institute of Botany, the Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100093)
[2](*Crop Institute, the Chinese Academy of Agricultural Sciences, Baishiqiao Road*, Beijing 100081)

Abstract Field observation on pollination in three populations of *Paeonia suffruticosa* subsp. *spontanea* in southern Shanxi Province showed that five species of bees in two families and four species of beetles were engaged in pollination. Examination on bodies of these insects under SEM, and seed set produced by controlled insect-pollination indicated that the bees, especially the species in the genus *Andrena* were main pollinators and the beetles except those of small size were only fluctuating vectors. Flowers of this taxon are scented and nonectariferous. Flowers attracted bees and beetles mainly by pollen. A study on seed-set in the three populations revealed considerable variation within and among populations. The plants were no apomict and autogamy, but geitonogamy sometimes could produce mature seeds (x = 2.86 seeds per carpel). In the population with less flowers (less than 40 flowers), natural seed-set (x = 3.88) was close to the seed-set produced by hand cross-pollination (x = 3.21), but in the population with more flowers (near 100 flowers) natural seed-set (x = 2.48) was lower than that by hand cross-pollination (x = 3.21). The seed-set was low for both natural and artificial cross-pollination with only about one forth of ovules developing into seeds.

Key words Paeoniaceae; *Paeonia suffruticosa* subsp. *spontanea*; Flowering; Pollination biology; Breeding system; Bees; Beetles

摘要 对山西省南部矮牡丹3个居群连续两年的野外观察和实验研究表明，共有5种蜂和4种甲虫参与矮牡丹的传粉。电镜观察和人工控制昆虫传粉试验证明，蜂类，特别是地蜂类是矮牡丹的主要传粉者，而甲虫类只是一种不稳定的传粉者。矮牡丹花无蜜液，但可散发气味，主要以花粉吸引昆虫。矮牡丹不存在无融合生殖，也没有自动自花结实现象，但同株异花能产生少量种子，具微弱的自交性。在花少的居群中自然结实率与人工异交结实率近相等。矮牡丹的结实率低，平均只有近1/4的胚珠发育成种子。

关键词 芍药科；矮牡丹；开花期；传粉生物学；繁殖系统；蜂类；甲虫类

矮牡丹 *Paeonia suffruticosa* Andr. subsp. *spontanea* (Rehder) S. G. Haw et L. A. Lauener 分布于陕西华山和铜川、山西境内的吕梁山、中条山和河南的济源等地(图1)。根据在山西永济、稷山和陕西铜川、华山的调查，矮牡丹一般生长在海拔1000～1800 m的

* 国家自然科学基金重大项目39391500。
1996-05-23 收稿，1997-07-07 收到修改稿。

山坡次生林下或灌丛中,具无性繁殖的特性,在自然状态下多成丛分布,每丛地上茎数目可达 20 枝或更多,丛与丛之间则为随机分布。在调查范围内,每个居群中能开花的植株较少,尤其在铜川和华山这两个居群中,植株年龄绝大部分在 1～5 年左右,这可能是由于近年来人为采挖减少,导致居群中植株数增加的缘故。

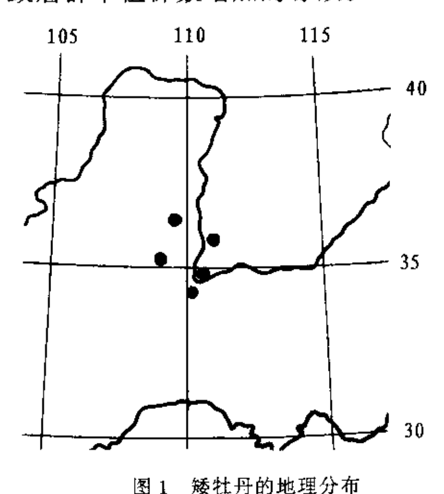


图 1　矮牡丹的地理分布

Fig.1　The distribution of *Paeonia suffruticosa* subsp. *spontanea*

Schlising(1976)对 *P. californica*(草本,分布于美国西部)的繁殖效率进行了 3 年的野外观察和人工授粉试验,认为该种自花授粉的可育程度很低,人工异花授粉和自然授粉的结实率较接近,均远高于自花授粉的结实率,但与其本身的胚珠数目比较来说,其结实率却是较低的,只有 11.4～26.8%的胚珠能发育成种子。他推测这种低结实率可能和该种的遗传特性有关,特别是和易位杂合体引起有活力配子数目减少有关。

关于 *P. californica* 的传粉生态学方面,Grant(1964)曾做过观察和试验,他发现很少有昆虫在 *P. californica* 花中活动,套袋试验后,他认为它是自花授粉的。Turpin & Schlising(1971)用放射性碘作标记,证明 *P. californica* 花中的甲虫可携带花粉在不同植株花朵之间传播。Schlising(1976)进行了更深入地观察和研究,发现共有 4 科 17 种蜂类和 1 种甲虫在其花中出现。

以上工作局限于芍药属 *Paeonia* 的草本类型,而木本类型至今尚未见任何报道。本工作以木本的矮牡丹作为研究对象,对其开花习性、传粉生物学及繁育系统进行研究,旨在揭示矮牡丹的生殖生物学特性,探讨矮牡丹的濒危状态与生殖生物学的关系。

1　研究地点和方法

野外观察和试验地点设在山西省西南部的永济市和稷山县境内。时间为 1994 年 4 月 14～28 日及 1995 年 4 月 17 日～5 月 10 日。均在当年 8 月份收集种子,进行统计。

永济和稷山的植被均属南暖温带落叶阔叶林,年平均温度 12～14℃,年降水量 450～650 mm,无霜期 180～205 天。矮牡丹分布地带的土壤为山地褐土或山地淋溶褐土(刘天慰等,1992)。

永济居群地处中条山西北部,在永济市西南约 10 km 的山谷中,海拔约 1300 m,主要

伴生植物有橿子栎 *Quercus baronii*、红柄白鹃梅 *Exochorda giraldii*、连翘 *Forsythia suspensa*、野花椒 *Zanthoxylum* sp.、溲疏 *Deutzia* sp.、铁线莲 *Clematis* sp.、野葡萄 *Vitis* sp.、忍冬 *Lonicera* sp. 、草本植物主要有沙参 *Adenophora* sp.、苔草 *Carex* sp. 、紫堇 *Corydalis* sp.。该居群有矮牡丹约85丛，地上茎约213枝。1994年开花的地上茎有28枝，花40朵。居群编号"永济Ⅰ"。1995年7月，我们还初步调查了另一居群自然结实情况，该居群在永济市南约30 km外，海拔约1700 m，位于山顶阔叶林下，乔木种类主要是鹅耳枥 *Carpinus turczaninowii* 和紫椴 *Tilia amurensis*。

在吕梁山南端的稷山县境内，离西社镇大约10 km的马家沟村，我们选择了两个居群，分别编号为"稷山Ⅰ"，和"稷山Ⅱ"。"稷山I"离公路较近，海拔约1100 m，群落中有橿子栎、红柄白鹃梅、毛黄栌 *Cotinus coggygria*、连翘、翅果油树 *Elaeagnus mollis*、山刺玫 *Rosa dahurica*、沙参、铁线莲、苔草。该居群具花11朵。

"稷山Ⅱ"位于马家沟村西北约15 km，与乡宁县交界处。该居群受人为干扰较少，海拔约1700 m，在西坡近山顶处，群落中有槲栎 *Quercus aliena*、甘肃山楂 *Crataegus kansuensis*、杭子梢 *Campylotropis macrocarpa*、连翘、山萝花 *Melampyrum roseum*、苍术 *Atractylodes lancea*、糙苏 *Phlomis umbrosa*、石竹 *Dianthus chinensis*、北柴胡 *Bupleurum chinense*。该居群具花近100朵。

对"永济I"居群中的部分植株及"稷山I"居群在开花期间，定时观察自然传粉情况，捕捉花朵上的昆虫作鉴定用。为了解甲虫类和蜂类的传粉效果，在"稷山I"居群，我们选择部分花朵作控制传粉试验，并比较其结实率，即在甲虫类传粉的花朵中，只允许甲虫类在花中活动，不让蜂类接近花朵，反之，在蜂类传粉的花朵中，则驱赶甲虫类。

矮牡丹繁育系统研究中，我们进行以下试验：1)去雄套袋，Isolation after emasculation；2)不去雄套袋，Isolation without emasculation；3)同株异花人工授粉，Artificial geitonogamy；4)异株异花人工授粉，Artificial xenogamy；5)不同居群间人工异花授粉，Artificial cross-pollination between populations；6)自然授粉，Naturnal pollination。用于试验的花朵除自然授粉外，均在花瓣闭合，花药未开裂，柱头表面干净无花粉时，用羊皮纸袋套住花朵，除不去雄套袋组合外，用镊子去掉花药。试验结束后，将纸袋去掉。人工授粉时间，参照同居群未套袋花中花药开裂和柱头授粉的时间。同样，参照同居群未套袋花，在花瓣、雄蕊大部分已脱落，花盘开裂，心皮明显增大时，去掉羊皮纸袋结束试验。在试验期间，对套袋的花朵经常进行检查，揭袋换气，防止花朵霉坏，揭袋时严格防止昆虫在花中活动。结束试验时，对于个别雄蕊仍未全部脱落的花朵，人工将雄蕊去掉，防止昆虫进行传粉活动。

秋季种子成熟时，将种子、蓇葖果分株分朵收集，统计结实率。

2 观察与结果

2.1 开花

永济和稷山两地矮牡丹的花期略有不同。在"永济I"居群内，1994年4月18日有3朵花的花瓣已张开，柱头表面粘有花粉；4月26日最后一朵花的花瓣才张开；两者相差近10天。在"稷山I"居群内，1995年5月3日第一朵花张开，5月9日最后一朵花张开。永

济和稷山两地的花期相差 10～15 天。在"永济 I"居群内,自花瓣张开到花瓣和雄蕊全部脱落约需 15 天;花瓣张开后 2～3 天,柱头表面就能粘住花粉;雄蕊从第 1 枚花药开裂到全部花药开裂需 3～4 天,到雄蕊全部干萎需 10 天左右,至全部脱落需 15 天。柱头表面湿润状态可持续近 2 天,套袋状况下,柱头表面可一直保持湿润,有时甚至出现液滴。

矮牡丹和牡丹属其它种类同样,雄蕊离心发育,但最先开裂的仅仅是内轮花药中向阳的几枚花药,然后由内轮向外轮依次开裂散粉;与此同时,先开裂花药两侧的花药也依次开裂。整体来看,同一轮中向阳的花药最先开裂,不同轮之间花药开裂则是遵循离心方式依次开裂。最内轮花药开裂时,一般柱头还不能接受花粉;次轮或更外轮花药开裂时,柱头才能接受花粉。次轮或外轮花药能伸至柱头位置,有时甚至花丝倾斜,花药倒在柱头之间,花药开裂面直接与柱头面接触(图版 I:6)。

Schlising(1976)认为 *P. californica* 雌蕊先熟,在花瓣和雄蕊仍未张开时,柱头已张开,表面湿润、具粘性。一天或更长时间后,柱头表面突起物变硬、干燥,此时最内轮雄蕊开始散粉。我们在"永济 I"居群的观察结果却是在花瓣张开 2～3 天,最内轮雄蕊开始散粉后,柱头表面才能粘住花粉。从自然状态下柱头的授粉效果来看,我们未观察到在花瓣未张开、雄蕊未散粉之前柱头表面具花粉粒的现象,尽管偶然有时在花瓣闭合的花朵中发现 1～2 只昆虫,但未观察到此时柱头上具花粉粒。我们还多次观察到:在花瓣张开、雄蕊大部分已散粉或仅少部分散粉、雌蕊已完全暴露时,昆虫在雌蕊群中活动后,柱头表面立刻布满花粉粒。此外,人工授粉试验,都是在花瓣张开,至少部分雄蕊已开始散粉时进行授粉。因此,我们认为矮牡丹可能是雄蕊先熟。

2.2　传粉

在永济和稷山矮牡丹花中均未观察到蜜液。有时在雄蕊枯萎的花中仍可看到蜂类和甲虫类采集花粉(图版 I:7,8)。可以认为昆虫主要在矮牡丹花中采集或采食花粉,而不是蜜液。与矮牡丹伴生的许多植物花期和矮牡丹相同,如红柄白鹃梅、溲疏、紫堇、石竹、山萝花等。这些植物的花能分泌出各种蜜液,吸引一些具吸器的蜂类,如中国四条蜂 *Tetravalonia chinensis*、金跗条蜂 *Anthophora fulvitarsa*、带黄胡蜂 *Vespula shidai* 和红光熊蜂 *Bombus ignitus*。这些蜂类经常在矮牡丹花朵附近飞行,但极少在其中活动,我们仅在"永济 I"居群中观察到一只红光熊蜂连续 3 次进入矮牡丹花中,但在花中仅停留几秒钟。红光熊蜂个体较大,进出矮牡丹花时对花的振动也较大,或许对矮牡丹的传粉有所帮助,但这种帮助只有利于自花授粉。在"永济 I"居群中,还观察到苍蝇偶然进入矮牡丹花中,但它们仅在花瓣上停留片刻,无传粉作用。在永济和稷山观察到矮牡丹花中活动的蜂类主要有 5 种(见表 1)。这些蜂类在矮牡丹花中活动后,身上及花粉囊中有大量花粉(图版 I:9. 图版 II:8,9)。

在稷山和永济矮牡丹居群中,花中活动的另一类昆虫就是甲虫类。在永济居群中有 3 种甲虫出现在花中,斑驼弯腿金龟 *Hybovalgus bioculatus*,体型较大,很少在花之间迁移;另一种体型稍小,数量少,出现的频率低,很少迁移;这两种甲虫均有啃食习性,对幼嫩心皮破坏较大。第 3 种体型最小,长 3～5 mm,个体数目多,迁移较频繁。在稷山居群中观察到 2 种甲虫,长毛花金龟 *Cetonia magnifica* 数量较多;另一种体型小,长 3～5 mm,与永济居群的小甲虫相同,但数量较少。在永济居群中活动的斑驼弯腿金龟及另一种体

表1　在矮牡丹花中收集到的蜂类(1994年4月)

Table 1　Species of bees collected in the flowers of *Paeonia suffruticosa*. subsp. *spontanea* (April, 1994)

地蜂科 Andrenidae
天皇地蜂(雌) *Andrena mikado* Strand et Yasumatsu (female)
星地蜂(雌、雄) *A. stellaria* Hirashima(female and male)
地蜂1种(雌) *Andrena* sp. (female)
隧蜂科 Halictidae
上海淡脉隧蜂(雌) *Lasioglossum simplicior* Cockerell(female)
淡脉隧蜂1种 *Lasioglossum* sp.

型稍小的甲虫,体表均较光滑,携带花粉极少;电镜观察表明,仅在其身体弯折处有时能夹住少量花粉粒(图版Ⅱ:4,5)。稷山居群中活动的长毛花金龟,体表密被长毛,可携带大量花粉,肉眼可观察到其身体各部分粘有黄色花粉粒(图版Ⅰ:1,2)。在永济、稷山居群均出现的小体型甲虫,体表被毛,电镜观察其身上携带有花粉粒,数量较少(图版Ⅱ:6,7)。

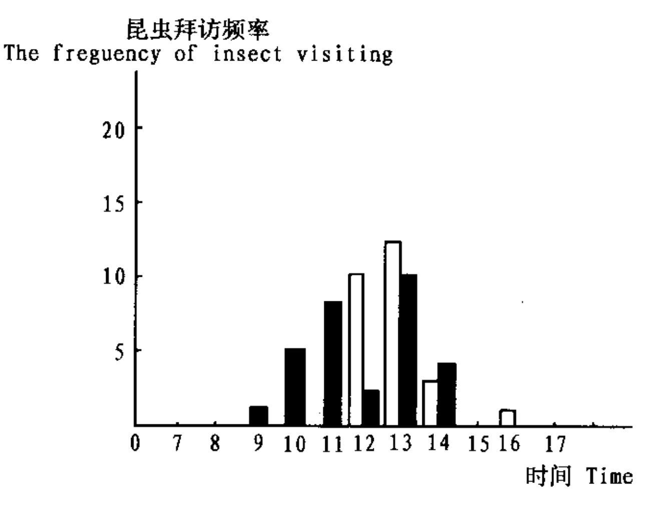


图2　一天中昆虫每小时拜访矮牡丹频率统计图　黑色代表"永济Ⅰ"居群;白色代表"稷山Ⅰ"居群

Fig.2　The distribution of insect visiting frequency every hour in one day

Black collum in the Yongji Ⅰ population; white collum in the Jishan Ⅰ population.

我们分别在"永济I"和"稷山I"居群中各选一朵花,连续进行观察,对蜂类访问频率进行统计。结果(图2)表明,11点～14点这段时间内,蜂类拜访的次数最多。由于所观察的居群都在东坡或东北坡,14点以后基本没有阳光直射到矮牡丹花上,蜂类停止在花中活动。此外,蜂类在矮牡丹花中活动频率受天气影响较大,阴天或雨天它们很少在花中活动。

在"永济I"居群中,地蜂类在花中活动较频繁,淡脉隧蜂类仅能偶然看到。地蜂类在花粉囊装满花粉后飞行能力较弱,一般只能飞行1 m左右,最多可飞2 m远。如果花之间距离较近,则它们在花之间活动频率较高,如在1994年4月16日11时30分至15时的一段时间内,该居群内3朵花之间,直接观察到16次星地蜂在花之间迁移。在"永济I"和

"稷山 I"居群我们还观察到地蜂 *Andrena* sp.在雄蕊群中活动一段时间后(2~3 分钟),对外界的反应明显降低,用手很容易捕捉到,可能矮牡丹花粉对这种蜂有麻醉作用。单朵花中,蜂类一般在其雄蕊群中活动一段时间后(图版Ⅰ:9),再在花被片上停留片刻,然后离去,只有当蜂类在花上频繁起落时,才能在雌蕊群中活动,它们或飞过或爬过雌蕊群。如在"永济Ⅰ"居群中 1994 年 4 月 26 日 11 时 30 分至 11 时 40 分这 10 min 内,3 只星地蜂在 3 朵花上起落 12 次,其中有 3 次爬过一朵花的雌蕊群,一次飞过另一朵花的雌蕊群;在 13 时 10 分和 14 时 06 分时,同样是地蜂类在 1 朵花上起落 2 次,后一次直接落在雄蕊群内轮,然后爬过雌蕊群。从传粉效率来看,蜂类爬过雌蕊群时,传粉效果较明显,基本可使每个柱头上粘有较多花粉粒,而飞过雌蕊群时,则仅个别柱头上粘有少量花粉粒。在稷山的两个居群中,我们也观察到类似的活动。蜂类在雌蕊群中活动时间都很短,一般不超过 1 分钟。由于矮牡丹花粉对地蜂类可能有麻醉作用,因此可从飞行姿态及落在矮牡丹花中后的行为来判断其身上是否带有花粉或是否在另外的花朵上曾活动过。至少我们在"永济Ⅰ"居群中观察到 2 次星地蜂落至雄蕊内轮并爬过雌蕊群时,其飞行姿态及活动行为表现出异常。我们认为该星地蜂在这 2 次活动前已在其它矮牡丹花中活动过。

在稷山的两个居群中,长毛花金龟主要在红柄白鹃梅花中活动,但当这种甲虫飞行到矮牡丹花上空时,它们有时会垂直降落到花中。在"永济Ⅰ"居群中,我们也观察到它们在红柄白鹃梅花中活动十分频繁,并且数量也很多,但未观察到在矮牡丹花中活动的现象。长毛花金龟在矮牡丹花朵之间的活动极为罕见,仅在"稷山Ⅰ"居群中观察到 1 次,一只长毛花金龟活动一段时间后,直接钻进邻近一朵未张开的花朵中(两朵花相距约 30 cm)。长毛花金龟落到矮牡丹中后,一般在雄蕊群中活动(图版Ⅰ:3),活动时间远较蜂类活动时间长,可达数小时,甚至一整天。偶尔它们也可匆匆爬过雌蕊群(图版Ⅰ:4),但在雌蕊群中活动时间一般很短促,最长可达几分钟。长毛花金龟的传粉效率较高,只要在雌蕊群中活动一次,大部分柱头表面就可被涂抹上花粉粒,并且花粉粒散布十分均匀。在"永济Ⅰ"居群中的斑驼弯腿金龟及另一种大体型甲虫,极少活动,绝大部分时间停留在雌蕊群或雌蕊与雄蕊之间活动,未观察到它们在雄蕊群中的活动。在"稷山Ⅰ"居群中,我们还观察到长毛花金龟和地蜂类在同一花中活动的现象(图版Ⅰ:5)。小体型甲虫虽然在所有居群中都出现过,但它们主要在雄蕊群中活动,未见其在雌蕊群中活动。

2.3　结实

从表 2 的统计结果看在去雄套袋、不去雄套袋试验组合中,没有产生种子,但这些心皮仍可正常发育成蓇葖,蓇葖可正常裂开,里面具整齐排列的不育胚珠,大小与人工异花授粉和自然授粉中不育胚珠相近。可以认为在矮牡丹中不存在无融合生殖和自动自花授粉现象。在同株异花试验组合中,"永济 I"居群共有 3 朵花结实,其中 2 朵花仅有 3 个蓇葖内各有 1 枚胚珠发育成种子,其余胚珠均未发育;而另一朵花则 4 个蓇葖内具 17 颗种子,仅一个蓇葖内无种子。同一居群出现如此大的差距,很可能是因后者发育时间较晚,在去袋后被昆虫传粉造成的。在"稷山Ⅱ"居群中同株异花试验未得到种子。故可认为矮牡丹同株异花结实率很低,甚至是不亲和的。

在居群内异株异花试验中,"永济Ⅰ"和"稷山Ⅱ"居群的结实情况表现出较大的差异。这可能是由于"永济Ⅰ"居群的试验花朵数目太少,试验误差较大而引起的。在"稷山Ⅱ"

居群中,部分花朵虽生长在不同的地上茎上,但仍属于同一无性繁殖系丛,其实质与同株异花相同,不能结实。因此,在该居群中仅8.5%的试验花朵有种子,从而导致结实率低。

表2　二居群不同试验组合结实情况统计表

Table 2　The seed set of different treatments in two populations of *Paeonia suffruticosa* subsp. *spontanea* in S. Shanxi

Treatments	Population	No. of stem	No. of flowers	No. of follicles	No. of seeds	No. of flowers with seeds	No. of follicles with seeds	No. of seeds per follicle	Seed set ** (percentage of ovules foming mature seeds)
Isolation after emasculation	a* b	2 3	2 4	10 16	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
Isolation without emasculation	a b	2 15	3 17	15 85	0 0	0 0	0 0	0 0	0 0
Artificial geitonogamy	a b	3 9	5 17	15 82	20 0	3 0	7 0	1.33 0	12.59 0
Artificial xenogamy	a b	3 17	4 17	20 84	37 27	2 2	8 9	1.85 0.32	17.47 3.03
Artificial cross-pollination between populations	a b	3 19	3 19	15 95	45 266	3 16	14 71	3.00 2.86	28.32 27.01
Natural pollination	a b	12 24	12 29	60 142	159 114	10 14	41 46	2.65 0.80	25.02 7.60

a：永济Ⅰ居群．b：稷山Ⅱ居群。

* 在"永济Ⅰ"居群中因收集种子时间较晚,部分蓇葖果已脱落,能统计的花朵数目减少;或虽部分蓇葖果没脱落,但种子已脱落,只能根据蓇葖果中的种子痕迹统计。

** 每心皮的胚珠数目为10.59(根据320个心皮中胚珠的平均数)。

a: Yongji Ⅰ population. b: Jishan Ⅱ population.

* In Yongji Ⅰ population the number of follicles with seeds and number of seeds per follicle were low, because the seed-collecting time was a little over.

** The mean number of ovules per follicle was 10.59, n = 320.

表3　"稷山Ⅰ"居群内不同传粉媒介对结实率的影响

Table 3　Effect of different pollination vectors on seed out-put in the Jishan Ⅰ population

Vectors	No of indiiduals	No of flowers	No of flowers with seeds	No of follides with seeds	No of seeds	No of seeds per follicle
Beetles	5	5	0	0	0	0
Bees	2	2	1	5	6	1.20
Natural pollination	4	4	4	19	35	1.84

居群间人工杂交试验中,"永济Ⅰ"和"稷山Ⅱ"居群的结实情况较一致,均为各种试验组合中结实率最高的试验组合。

自然授粉状况下,"永济Ⅰ"居群结实情况远高于"稷山Ⅱ"居群,并且"永济Ⅰ"居群结实情况与居群间人工杂交试验的结果较接近,而"稷山Ⅱ"居群的结实情况则远低于居群间人工杂交试验的结果。在"稷山Ⅱ"居群中仅有50%的试验花朵结实,32.4%的心皮有

成熟种子。这是由于“稷山Ⅱ”居群植株分布较集中,近 500 m^2 的范围内具近 100 朵花,很难保证每朵花都有昆虫在合适时间内拜访,昆虫在花中停留时间也可能会缩短,因此自然授粉状况下,授粉状况较差,从而导致结实情况较差。而在“永济Ⅰ”居群中,植株较分散,花朵数目较少(共 40 朵花),昆虫传粉基本上可满足每朵花的需求,因此,其结实情况与居群间人工杂交授粉的结果接近。

在“稷山Ⅰ”居群中,针对甲虫类和蜂类的传粉作用分别进行了初步试验。在花张开之前,全部用纸袋将花套住,然后在适当时间期内逐朵花进行试验。这项工作需逐朵花进行监测,工作量很大,我们仅在 7 朵花中进行了试验(表 3)。在甲虫类传粉花中,我们曾观察到一只甲虫在邻近的 3 朵花之间活动,在甲虫活动后,可清楚观察到柱头上粘有花粉;在另一朵花中甲虫在其中活动次数达 14 次,并且甲虫活动后柱头上明显有花粉,但这些花均未结实。在蜂类传粉的 2 朵花中,结实的花朵由于原来准备作甲虫传粉试验用,在花张开,花药开始开裂时,尽管有 7 次蜂类活动,但均被赶走,仅有一次蜂类在被驱赶之前,已碰到柱头,留下少量的花粉粒在柱头上。当天气温较低,且有大风,甲虫活动基本停止,可以排除其传粉作用。但该花却收获了 6 粒种子。

3　讨论和结论

根据 Schlising(1976)的观察结果,显然蜂类是 *P. californica* 的主要传粉媒介。Proctor & Yeo(1979)也提到 *Anthophora acerovum* 在芍药属 *Paeonia* spp.的花中采集花粉,以及 *Paeonia delavayi* 的花中可散发出一种似山楂香的气味吸引甲虫。Yakovlev & Yoffe(1957)认为 *P. anomala*, *P. moutan*, *P. suffruticosa*, *P. wittmanniana* 等种类的花中有许多甲虫、蚂蚁和其它昆虫活动。

我们的试验结果与 Schlising(1976)的结果大部分相似。但矮牡丹的传粉有 4 个特点,即:(1) 没有蜜液,为昆虫提供的食物主要是花粉;(2) 没有蜜蜂(honybee)活动,而在 *Paeonia californica* 中蜜蜂在花早期出现最频繁;(3) 矮牡丹花中活动最频繁的蜂类是地蜂类 *Anarena*,而在 *P. californica* 中最有效,活动最频繁的传粉媒介是淡脉隧蜂类 *Lasioglossum* 和 *Hylaeus*, *Hylaeus* 在矮牡丹花中还未发现;(4) 在矮牡丹花中,迄今我们只观察到 5 种蜂,而在 *P. californica* 花中 Schlising(1961)收集到 17 种蜂;我们在矮牡丹花中捕捉到 4 种甲虫,3 种体型较大,长 15~20 mm,1 种体型较小,长 3~5 mm,而 Schlising(1976)在 *P. california* 中仅观察到一种小甲虫,身体长 3~5 mm。

从蜂类和甲虫类的专一性来看,我们未观察到蜂类在其它伴生植物花中活动;小体型甲虫虽然仅在矮牡丹花中活动,并且 Turpin & Schlising(1971)用放射性碘证实 *Trichochrous* 属的一种甲虫身上携带有 *P. californica* 花粉,这种甲虫还能在不同植株的花朵之间活动。这种甲虫体型较小,与稷山、永济居群中小体型甲虫相似,体长仅 3~5 mm。但我们观察到的小甲虫所携带的花粉粒数量很少,并且其本身的体积也很小,这与矮牡丹花中柱头上所接受花粉粒的量不符。迄今为止,我们仍未观察到该种小甲虫在雌蕊群中活动。对这种小甲虫的传粉作用还需进一步研究。“永济Ⅰ”居群中的 2 种大体型甲虫,虽然未观察到它们在其它植物的花中的活动,但如果在电镜下检查其体表所携带的花粉,就会发现至少有 2 种花粉粘附在甲虫身上(图版Ⅱ:3)。电镜下矮牡丹花粉可根据

形状及表面纹饰而与其它花粉区分开(图版Ⅱ:1,2,3)。结果表明,“永济Ⅰ”居群中甲虫类的体表上至少有矮牡丹和红柄白鹃梅两种花粉。由此可以推测这2种甲虫对矮牡丹不是专一的。“稷山Ⅰ、Ⅱ”居群中长毛花金龟身体表面密被毛,毛之间夹有大量花粉粒。但这些花粉粒大多数是红柄白鹃梅的花粉,矮牡丹花粉仅占少数(图版Ⅱ:10,11)。红柄白鹃梅花粉和矮牡丹花粉在光镜下也容易区分(图版Ⅱ:12,13)。光镜下我们统计了来自”稷山Ⅰ、Ⅱ”居群的4只长毛花金龟携带矮牡丹花粉的比例,分别为4.19%, 20.00%, 40.00%, 30.74%,平均为23.73%。在永济、稷山居群均出现的小体型甲虫,体表被毛,电镜下观察其身上携带的花粉为矮牡丹花粉,但所携带的花粉粒数量较少(图版Ⅱ:6,7)。而蜂类特别是星地蜂体表携带有大量花粉,并且基本上是矮牡丹的花粉(图版Ⅱ:8,9)。根据野外及电镜观察结果,可以认为蜂类至少星地蜂对矮牡丹是专一的,而大体型甲虫类是不专一的。从“稷山Ⅰ”居群中针对甲虫类和蜂类的传粉有效性试验来看,虽然该试验所用材料甚少,但结果似乎说明蜂类的传粉作用远大于甲虫,与其它的观察相符。

Bernhardt & Thien(1987)对过去近40年来有关原始被子植物生殖隔离和虫媒传粉的研究进行全面回顾和综述,重新评价了原有的传粉理论。他指出自Diels1916年提出原始被子植物是由甲虫类传粉的学说以来,得到Takhtajan, Gottsberger等许多人的支持。但近年来,一些从事虫媒传粉研究的工作者重新检查了前人的工作,对Diels的学说提出了异议,如Crowson认为许多甲虫原被认为是传粉者,实际上只不过是花的啃食者。Hawkeswood对 *Hibbertia hypericoides* (Dilleniaceae)的传粉重新进行研究,发现体型大的甲虫除将这些花作为食物外,还将其作为交配场所,但甲虫本身并不带有Dilleniaceae的花粉,而是携带着Myrtaceae的花粉粒。Semple在1974年也报道过 *Piper* 的花粉粒对甲虫附着能力很差。因此,Bernhardt & Thien(1987)认为甲虫不一定都是传粉者。从我们观察和试验结果看,在矮牡丹的传粉媒介中,大体型甲虫应是一种不可靠的传粉者。

我们的试验结果表明,居群间人工杂交和自然授粉的结实情况在“永济Ⅰ”居群中基本相似,但在“稷山Ⅱ”居群中,则居群间人工杂交的结实情况远好于自然授粉的结果。在居群间人工杂交情况下,“永济Ⅰ”和“稷山Ⅱ”居群的结实情况则基本一致。因此,我们认为矮牡丹的结实情况有一个上限,在这个上限内,随着传粉状况的改善,结实情况会有所提高。Schlising(1976)的试验结果与我们的试验结果相近。Yakovlev & Yoffe (1957)发现 *P. anomala* 中不发育的胚珠占35~70%。因此,结实情况较差在整个芍药属中都似乎有一定的普遍性。Walter (1962)认为 *P. californica* 花粉中有10~95%是可育的;Schlising也认为有26.6~81.4%的花粉具活力。同时,Walter(1962)还认为每个胚珠中有30~40个大孢子母细胞可进行减数分裂,受精时,每个胚珠中有1~4个大配子体。Cane *et al*.(1961)以及Walter(1962)还发现每个胚珠中可具几个前胚或胚,因而每个发育的胚珠中就具补偿合子或胚生活力较低的能力。Walter(1962)甚至还讨论了这些配子体或幼胚之间发生竞争的可能性。从Cane *et al*.(1961)及Walter(1962)等人的工作看,在 *P. californica* 中每个胚珠都应该是可育的,尽管他们并没有进行这方面的统计。

Schlising(1976)还对 *P. californica* 的花粉和胚珠数目进行了统计,花粉对胚珠的比列为46 735~76 133:1,花粉数目高于胚珠数目5个数量级。即使花粉中只有10%是可育的,可育花粉数仍高于胚珠数目达4个数量级。矮牡丹和 *P. californica* 都是以蜂媒为

主要传粉媒介,其传粉效率应该是很高的,至少在星地蜂的体表可携带大量矮牡丹的花粉(图版Ⅱ:8)。虽然在矮牡丹中未进行有关雄配子体生活力的试验,但从人工杂交授粉试验以及自然授粉试验中柱头表面所接受的花粉粒的量来看,不管其花粉中有生活力花粉所占比例高低,都应能满足每个心皮中胚珠对雄配子体的需求。因此,从雌、雄配子数目及传粉的效率等方面来看,矮牡丹和 *P. californica* 的结实情况应好于实际的结实情况。Schlising(1976), Grant(1975)都认为 *P. californica* 结实情况差的原因是由于其杂合基因型使得配子体生活力降低而造成的。遗憾的是我们没有调查矮牡丹大、小孢子母细胞的减数分裂行为,尽管张寿洲等(1997)报道了矮牡丹中存在减数分裂异常现象,但没有分株进行调查,仍然不能肯定这种异常现象的普遍程度。此外,前人研究芍药属减数分裂行为时多侧重于小孢子母细胞,而对大孢子母细胞中减数分裂行为的研究很少有报道。从我们的观察结果推断,至少在矮牡丹中结实情况差的原因很可能是雌配子体生活力较低而引起的。Schlising(1976)还认为芍药属都是多年生植物,每年都有新的机会产生种子,所以尽管遗传上有异常现象,但一般的结实量仍足够维持或扩大现有的居群规模。我们的观察与 Schlising(1976)一样,如果没有人为干扰,矮牡丹的居群是很难减小或灭绝的。例如在我们所有的调查范围内,每个居群中都不难找到实生幼年植株。

Grant(1975,1964)认为 *P. californica* 是自花授粉为主的,并认为正是由于自花授粉才使得该种的杂合性不被自然选择所淘汰。但 Schilising(1976)认为该种是异花授粉植物,并且该种雌蕊先熟的特性更加强了其异花授粉的可能性。从我们的试验结果来看,矮牡丹也应属于异花授粉植物,虽然矮牡丹可能是雄蕊先熟的,但从蜂类的活动规律来看,特别是星地蜂在访问矮牡丹花之前就可能携带有该种的花粉,并有时直接落在雄蕊群内轮,再进入雌蕊群。因此,异花授粉在自然状态下是完全可能实现的。

致谢　中国科学院动物研究所昆虫分类室专家帮助鉴定昆虫标本,特此感谢。

参 考 文 献

刘天慰, 李才贵, 滕崇德, 1992. 自然条件与植被分布概况. 见:刘天慰主编, 山西植物志. 北京: 科学技术出版社. 1:2～6

张寿洲, 潘开玉, 张大明, 洪德元, 1997. 矮牡丹小孢子母细胞减数分裂异常现象的观察. 植物学报, 39(5): 397～404

Bernhardt P, Thien L B, 1987. Self-isolation and insect pollination in the primitive angiosperms: new evaluations of older hypotheses. Pl Syst Evol, 156: 159～176

Cane M S, Arnott H J, Cood S A, 1961. Embryogeny in the Callfornica peonies with reference to their taxonomic position. Amer J Bot, 48:397～404

Grant V, 1964. The Architecture of the Germplasm. New York: John Wiley and Sons

Grant V, 1975. Genetics of Flowering Plants. New York: Columbia Univ Press

Proctor M, Yeo P, 1979. The pollination of Flowers. London: William Collins Sons & Co Ltd. 70, 150

Schlising R A, 1976. Reproductive proficiency in *Paeonia californica* (Paeoniaceae). Amer J Bot, 63(8): 1095～1103

Turpin R A. Schlising R A, 1971. A new method for studying pollen dispersal using iodine 131. Rad Bot, 11: 75～78

Walter J L, 1962. Megasporogensis and gametophyte selection in *Paeonia californica*. Amer J Bot, 49:787～794

Yakovlev M S, Yoffe M D, 1957. On some peculiar features in the embryogeny of *Paeonia* L.. Phytomor-

phology, 7: 74～82

图版说明 Explanation of plates

图版Ⅰ 1, 8:"永济Ⅰ"居群 1."永济Ⅰ"居群,斑驼弯腿金龟背、腹面,示体表无明显花粉粒;8.蜂类在干萎雄蕊群中采集花粉,柱头上粘满花粉;2,3,4,6,7,9."稷山Ⅰ"居群 2.长毛花金龟腹面,示具明显花粉粒;3.长毛花金龟在雄蕊群中活动;4.长毛花金龟爬过雌蕊群;6.示几枚雄蕊位于雌蕊群上方;7.长毛花金龟在干萎雄蕊群中活动;9.示蜂类在花中活动和携带着大量花粉粒;5."稷山Ⅱ"居群,长毛花金龟、蜂类同在一朵花中活动。

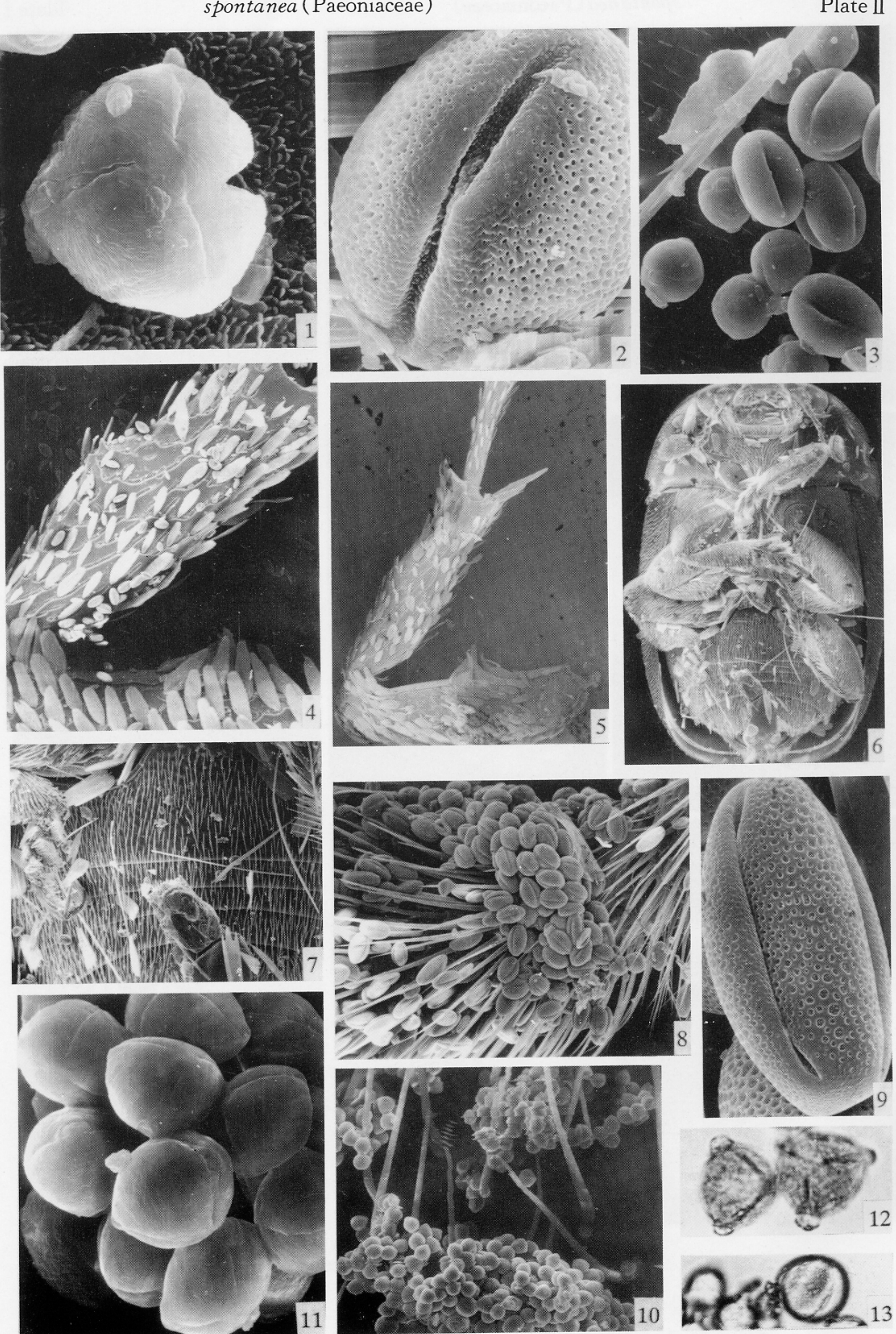
图版Ⅱ 1.红柄白鹃梅花粉 × 1 800;2.矮牡丹花粉 × 1 200;3."永济Ⅰ"居群中斑驼弯腿金龟局部体表的红柄白鹃梅和矮牡丹花粉 ×480;4."永济Ⅰ"居群斑驼弯腿金龟腿弯折处,示少量花粉粒 × 60;5."永济Ⅰ"居群斑驼弯腿金龟腿,示无花粉 × 24;6."永济Ⅰ"居群,小甲虫 × 24;7.小甲虫局部放大,示具少量花粉粒, × 120;8."永济Ⅰ"居群,蜂类腿一段,示具大量花粉 × 120;9.局部放大,示矮牡丹花粉 × 1 200;10."稷山Ⅰ"居群,长毛花金龟头部正面,示大量花粉粒 × 60;11.局部放大,示红柄白鹃梅花粉粒, × 900;12.光镜下红柄白鹃梅花粉× 192;13.光镜下矮牡丹花粉× 128。

Plate Ⅰ 1, 8. From Yongji Ⅰ population 1. Dorsal and ventral views of *Hylovalgus bioculatus*, showing a few pollen grains on its body; 8. Bees collecting pollen in withered androecia, showing many pollen grains on the stigmatic surface; 2, 3, 4, 6, 7, 9. From Jishan Ⅰ population 2. Ventral view of *Cetonia magnifica*, showing many pollen grains on the body; 3. *Cetonia magnifica* in androecia; 4. *Cetonia magnifica* in gynoecia; 6. Some anthers above the gynoecia; 7. *Cetonia magnifica* in withered androecia; 9. Showing many pollen grains on the body of the bee after this bee visiting the flower; 5. *Cetonia magnifica* and bees in the same flower in Jishan Ⅱ population.

Plate Ⅱ 1～11. under SEM 1. Pollen of *Exochorda giraldii* × 1 800; 2. Pollen of *Paeonia suffruticosa* subsp. *spontanea* × 1 200; 3. Pollen of *Exochorda giraldii* and *Paeonia suffruticosa* subsp. *spontanea* on surface of *Hylovalgus bioculatus* in Yongji Ⅰ population × 480; 4. A few pollen grains on the curve of one leg of *Hylovalgus bioculatus* in Yongji Ⅰ population × 60; 5. No pollen grains on the surface of the leg of *Hylovalgus bioculatus* in Yongji Ⅰ population × 24; 6. Small beetle in Yongji Ⅰ population × 24; 7. An enlarged portion of Fig. 6, showing a few pollen grains on the body × 120; 8. A portion of the leg of a bee in Yongji Ⅰ population, showing a large amount pollen grains × 120; 9. An enlarged portion of Fig. 8, showing pollen grains of *Paeonia suffruticosa* subsp. *spontanea* × 1 200; 10. The head of a *Cetonia magnifica* from Jishan Ⅰ population, showing many pollen grains × 60; 11. An enlarged portion of Fig. 10, showing pollen grains of *Exochorda giraldii* × 900; 12～13. under LM 12. Pollen grains of *Exochora giraldii* × 192; 13. Pollen grains of *Paeonia suffruticosa* subsp. *spontanea* × 128.



See explanation at the end of text


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13